

0 7 2 3 9 2 8 - 1

На правах рукописи



АЛЯБЫШЕВА Елена Александровна

**ОНТОГЕНЕЗ И ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ
ЦЕНОПОПУЛЯЦИЙ НЕКОТОРЫХ ГИГРОФИТОВ
РЕСПУБЛИКИ МАРИЙ ЭЛ**

03.00.05 - ботаника

03.00.16 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

СЫКТЫВКАР
2001

Диссертация выполнена на кафедре ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета

Научные руководители:

доктор биологических наук, профессор Жукова Л.А.
кандидат биологических наук, доцент Воскресенская О.Л.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор Марков М.В.
кандидат биологических наук, с.н.с. Лавриненко И.А.

Ведущая организация – Пушкинский государственный университет

Защита состоится « 30 » октября 2001 г. в 14 часов на заседании диссертационного Совета Д 004.007.01 в Институте биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167610, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра Уральского отделения РАН по адресу: 167610, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24

Автореферат разослан «26» сентября 2001 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



НАУЧНАЯ БИБЛИОТЕКА КГУ



0000503286

Кудяшева А.Г.

Введение

Актуальность исследований. В условиях повышающихся антропогенных воздействий все более актуальными становятся проблемы, связанные с сохранением и рациональным использованием биологических ресурсов водоемов, адаптацией водных экосистем к действию трофических факторов. Решение этой проблемы предполагает выяснение адаптационных процессов на всех уровнях организации живого от организменного до ценотического (Кокин, 1982; Эйно́р, 1990). В связи с этим возникла необходимость комплексного описания гигрофитов в морфологическом, физиологическом, онтогенетическом, популяционном и ценотическом плане. Теоретической основой популяционных исследований стала концепция дискретного описания онтогенеза (Работнов, 1950; Уранов, 1975) и поливариантности развития (Жукова, 1995), благодаря которой в настоящее время изучен онтогенез более 500 видов растений разных биоморф (Онтогенетический атлас ..., 1997; 2000). Однако гигрофиты в популяционно - онтогенетическом плане исследованы еще недостаточно полно.

Частуха подорожниковая (*Alisma plantago-aquatica* L.) – короткостебельный кистекорневой поликарпик и стрелолист стрелолистный (*Sagittaria sagittifolia* L.) – подземностолоноклубнеобразующий одно - малолетник являются удобными объектами для исследования, так как достаточно широко представлены в водных экосистемах, играют специфическую роль в накоплении химических элементов и входят в пищевой рацион многих животных.

Цели и задачи исследований. Цель настоящей работы - изучение онтогенеза, особенностей организации природных ценопопуляций *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* и их роли в прибрежно-водных экосистемах.

Задачи исследования:

1. Выявить экологические и фитоценотические особенности частухи подорожниковой и стрелолиста стрелолистного.
2. Описать онтогенез *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia*.
3. Изучить специфику накопления минеральных элементов у исследуемых видов на разных этапах онтогенеза.

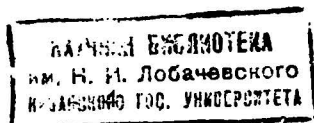
4. Исследовать возрастную и пространственную структуру ценопопуляций (ЦП) *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia*, способы заселения различных экотопов.

5. Оценить биологическую роль популяций изученных гигрофитов в прибрежно-водных экосистемах.

Научная новизна работы. Впервые для Республики Марий Эл изучены местообитания *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia*; проведена комплексная оценка фитоценозов по экологическим шкалам Д.Н. Цыганова (1983) и Л.Г. Раменского и др. (1956) с учетом концентраций калия, фосфора, азота, серы и железа в почве и воде. Установлена зависимость между балловыми оценками экотопов и значениями индекса восстановления, коэффициента возрастности ЦП. Описан полный и сокращенный онтогенезы *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia*. Диагнозы и рисунки онтогенетических состояний исследуемых растений вошли в «Онтогенетический атлас лекарственных растений» (2000). Изучены особенности распределения химических элементов в различных органах гигрофитов в зависимости от возрастного состояния особей и условий произрастания ЦП. Впервые исследованы особенности демографической, возрастной, пространственной структуры ЦП описанных гигрофитов, выявлена специфика формирования скоплений и локальных популяций.

Теоретическая и практическая значимость работы. Комплексные исследования онтогенеза, биологии и экологии *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* расширяют представления об особенностях организации ЦП этих видов, их стратегии в прибрежно-водных экосистемах. Данные о распределении химических элементов в вегетативных органах особей изученных видов позволяют судить о специфике химического состава гигрофитов на разных этапах онтогенеза.

Результаты диссертационной работы используются в Марийском госуниверситете при чтении курсов общей экологии, популяционной ботаники и экологической физиологии растений, на практических занятиях по экологической анатомии растений, в курсовых и дипломных работах. Материалы исследований представлены в Комитет экологии и природопользования, в Центр госсанэпиднадзора г. Йошкар-Олы, дирекцию Национального парка «Марий Чодра».



Апробация работы. Основные результаты работы были доложены на заседаниях кафедры ботаники, экологии и физиологии растений Марийского государственного университета; Молодежной научно-практической конференции (Йошкар-Ола, 1999); II, III, IV Вавиловских чтениях (Йошкар-Ола, 1997; 1999; 2000); II Всероссийском популяционном семинаре «Жизнь популяций в гетерогенной среде» (Йошкар-Ола, 1998); Всероссийском совещании по морфофизиологии специализированных побегов (Сыктывкар, 2000); Международной конференции, посвященной 100-летию А.А. Уранова (Москва, 2001).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 12 работ.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, выводов, списка использованной литературы и приложения. Работа изложена на 108 страницах машинописного текста, содержит 23 рисунка, 19 таблицы, приложение 5 стр. Список использованных источников содержит 20 отечественных и 20 иностранных работ.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ «Пространственно-временная организация природных популяций растений» (№ 98-04-49294).

Содержание работы

Глава 1. Район, объекты и методы исследования

Исследования проводились в 1995-2000 г.г.

В разделе 1.1. приведена характеристика рельефа, почв, климата, флоры и растительности территории Национального парка «Марий Чодра» и п. Красногорский (Звениговский район).

Раздел 1.2. включает анализ литературных источников, в которых описано систематическое положение *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia*, их распространение, специфика жизненной формы и хозяйственное значение.

В разделе 1.3. изложены методика сбора и обработки материала. На организменном уровне использовали морфологические и морфометрические методы описания побеговых и корневых систем, жизненных форм растений (Серебряков, Серебрякова, 1965); по морфологическим признакам-маркерам выделяли онтогенетические состояния, рассчитывали диапазоны морфологической изменчиво-

сти, определяли сухую массу особей каждой онтогенетической группы.

Колориметрическим методом определяли содержание: неорганического фосфора (по фосфорномолибденовому комплексу), общего азота (с реактивом Неслера), железа (с роданидом аммония) (Чернавина и др., 1978, Воскресенская, Грошева, 1994) и серы (Унифицированные методы ..., 1976; Руководство по контролю ..., 1979). Содержание калия определяли методом пламенной фотометрии (Чернавина и др., 1978, Воскресенская, Грошева, 1994). В качестве эталонов использовали стандартные образцы растительных материалов злаковой травосмеси СБМТ-1 и дерново-подзолистой почвы (Свидетельство ..., 1978). Проницаемость клеточных мембран определяли на кондуктометре ОК-902 с платиновым электродом (Гужова и др., 1986). Для оценки накопления минеральных элементов в растительных тканях была разработана десятибалльная шкала: за 1 балл принимали минимальные концентрации элементов, 10 баллов – максимальные; построены полиграммы распределения макроэлементов в надземных и подземных органах растений на разных этапах онтогенеза. Рассчитаны коэффициенты накопления (Тимофеев-Ресовский и др., 1957) и передвижения (Ковалевская, 1969) химических элементов. Определено содержание калия, фосфора, азота, серы и железа в каждом растении, для онтогенетической группы и ценопопуляции в целом.

Для изучения особенностей демографической, возрастной и пространственной структуры ЦП модельных видов в пределах каждого ценоза регулярным способом закладывали трансекты длиной 20 м (размер площадок – 1 м²). Все особи исследуемых видов в трансектах картировались, определялось онтогенетическое состояние. Тип ценопопуляций определяли, используя классификации Т.А. Работнова (1950), Л.А. Жуковой (1967; 1968), А.А. Уранова и О.В. Смирновой (1969), Л.А. Животовского (2001). В работе вычислены общепринятые популяционные характеристики (Уранов, 1975; Жукова, 1985; 1995; Глотов, 1998). Кроме того, рассчитывали новые демографические показатели: средняя эффективность и эффективная плотность ценопопуляции (Животовский, 2001). При изучении пространственной структуры ЦП *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* определяли: размеры минимальных фитогенных полей особей каждой онтогенетической группы, плотность и экологическую плот-

ность скоплений, площадь скоплений, протяженность скоплений по трансекте, расстояние между скоплениями и особями внутри скопления; исследовалась возрастная структура скоплений (Заугольнова, 1976; Жукова, 2001).

Для оценки пространственной структуры локальных популяций модельных видов были составлены карты размещения ЦП на озере Яльчик (масштаб 1:20000), определены размеры микроценозов и расстояния между ними, скорость разрастания скоплений и предположительный возраст ЦП *S. sagittifolia* (при условии внесения одной диаспоры).

На ценотическом уровне проводили стандартные геоботанические описания фитоценозов с учетом флористического состава, покрытия и обилия ЦП всех видов, рассчитывали коэффициент Жаккара. Полученные флористические списки обрабатывали по шкалам Л.Г. Раменского и др. (1956) и Д.Н. Цыганова (1983) с использованием программного комплекса ECOSCALE (Заугольнова и др., 1995).

В работе рассчитаны стандартные статистические показатели: среднее арифметическое, ошибка среднего арифметического, минимальное и максимальное значения в выборке, коэффициент вариации; использованы критерий t-Стьюдента, критерий χ^2 , ранговый коэффициент корреляции Спирмена (Закс, 1976; Глотов и др., 1982; Шмидт, 1984) и многофакторный дисперсионный анализ (COLLAPS, Khromov-Borisov, Rogozin, Henriques, 1999). В работе принят уровень значимости 0,05.

Глава 2. Эколого-фитоценотическая характеристика частухи подорожниковой и стрелолиста стрелолистного

До настоящего времени почти не разработаны экологические шкалы для гигрофитов и гидрофитов. Анализ местообитаний изученных видов по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) и Л.Г. Раменского и др. (1956) в связи с их неполнотой позволил оценить их экологические ареалы только по двум факторам. Сравнение местообитаний 12 ЦП *A. plantago-aquatica* и 12 ЦП *S. sagittifolia* показало, что ЦП обоих видов приурочены к местообитаниям с богатыми и довольно богатыми слабокислыми - нейтральными почвами. *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* являются эврибионтными по шкале кислотности почвы (Rc), а по шкале активного богатства почвы (NS) –

стенобионтными. Экологическое пространство местообитаний обследованных в Республике Марий Эл ЦП частухи подорожниковой и стрелолиста стрелолистного полностью укладываются в ранее установленные диапазоны экологического ареала этих видов. Диапазон экологического пространства по богатству и засоленности почвы при совместном обитании ЦП обоих видов прибрежно-водных фитоценозах диапазон значительно расширяется и составляет 91,2% от экологического ареала (табл. 1).

Таблица 1

Амплитуда экологического ареала и экологического пространства для ЦП *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia*

Экологическая шкала	Диапазон шкалы	«Экологический ареал»		«Экологическое пространство» исследуемых ценопопуляций	
		диапазон	% от диапазона шкалы	диапазон	% от «экологического ареала»
NS	1-30	11-20	30,0*	10,50-12,75*	25,0*
	1-30	11-21	33,3**	10,12-12,00**	18,8**
	1-30	11-21	33,3***	5,38-14,50***	91,2***
Rc	1-13	1-13	92,3*	6,00-8,00*	16,7*
	1-13	5-13	61,5**	6,00-8,75**	34,4**
	1-13	1-13	92,3***	6,00-8,50***	20,8***

* - ЦП *A. plantago-aquatica*; ** - ЦП *S. sagittifolia*; *** - совместное произрастание ЦП *A. plantago-aquatica* и ЦП *S. sagittifolia*.

A. plantago-aquatica и *S. sagittifolia* обладают широкой экологической амплитудой и встречаются в олиго-, мезо- и эвтрофных замкнутых и слабoproточных водоемах с колебанием воды в течение вегетации на песчаных и глинистых участках. Нами исследованы ЦП *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* в трехчленном экологическом ряду трофности: от мезотрофных озер Глухое и Мушан-Ер к мезо-эвтрофному озеру Яльчик и эвтрофному озеру Кожла-Сола и реки Илеть. В фитоценозах ЦП изучаемых видов являются, главным образом, содоминантами, обладая пациентной стратегией. Однако на начальных стадиях зарастания водоемов ЦП частухи подорожниковой и стрелолиста стрелолистного проявляют себя как экспленты.

Глава 3. Особенности онтогенеза прибрежно-водных растений

В разделах 3.1. и 3.2. дано подробное описание полного и сокращенного онтогенеза *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* (рис. 1, 2). Изученные нами виды стабильно сохраняли свою жизненную форму. На первых этапах развития у р и j растений функционирует система придаточных корней. Становление кистекорневой биоморфы у *A. plantago-aquatica* завершается в im, реже – v; подземностолono-клубнеобразующей биоморфы у *S. sagittifolia* – в j, реже im состояниях. В прегенеративном периоде *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* имеют надземные побеги розеточного типа, нарастающие моноподиально. Переход растений к цветению сопровождался образованием генеративных удлиненных полурозеточных побегов. В условиях постоянного увлажнения (берег озера Яльчик) были обнаружены многорозеточные растения *A. plantago-aquatica*, у которых на главном розеточном побеге формировались 1-4 боковых розеточных побега II порядка, частота встречаемости многорозеточных особей варьировала от 2,5-4,5% (g1) до 8,0-35,7% (g2). Раметы испытывали слабое омоложение на 1-2 онтогенетическое состояние (v, g1 и g2).

Анализ межпопуляционных различий по биометрическим параметрам (критерий χ^2) показал, что особи *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* разных ценопопуляций достоверно различались по высоте растений, длине черешка и размерам листовой пластинки. При повышении содержания аммиака в воде исследуемых водоемов возрастает биомасса j и im особей обоих видов. Увеличение биомассы, высоты и размеров листовой пластинки у v и генеративных растений происходит при возрастании содержания азота и фосфора в почве на прибрежных участках.

A. plantago-aquatica чаще реализует неполный онтогенез от семени до старого генеративного состояния, возможна партикуляция благодаря формированию и отделению розеточных побегов II порядка, реже – онтогенез завершается полностью. Его продолжительность 5-15 лет.

У *S. sagittifolia* осуществляется два варианта неполного онтогенеза: крайне редкий – от семени до генеративного состояния

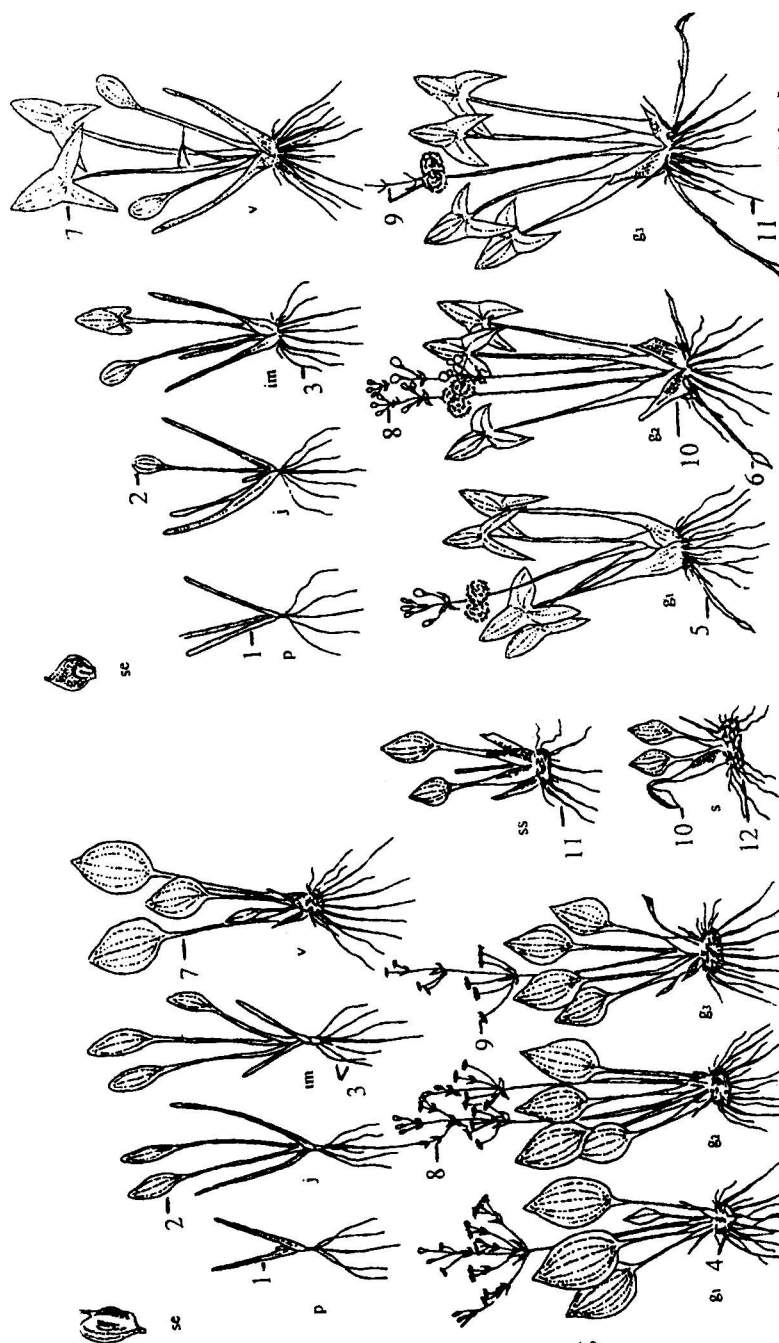


Рис. 1. Онтогенез *Alisma plantago-aquatica* L.

1 - первый настоящий лист; 2 - лист ювенильного типа; 3 - придаточные корни; 4 - эпигеогенное корневище; 5 - столоны; 6 - клубни; 7 - лист взрослого типа; 8 - цветки; 9 - плоды; 10 - отмершие листья; 11 - отмершие придаточные корни; 12 - разрушающееся корневище.

Рис. 2. Онтогенез *Sagittaria sagittifolia* L.

1 - первый настоящий лист; 2 - лист ювенильного типа; 3 - придаточные корни; 4 - эпигеогенное корневище; 5 - столоны; 6 - клубни; 7 - лист взрослого типа; 8 - цветки; 9 - плоды; 10 - отмершие листья; 11 - отмершие придаточные корни; 12 - разрушающееся корневище.

(с образованием семян и клубней) и более частый – от вегетативных диаспор (клубня) до ювенильного, имматурного, виргинильного или молодого генеративного состояния (с образованием клубней). Длительность его – 1-2 вегетационных сезона.

Глава 4. Специфика накопления минеральных элементов в онтогенезе гигрофитов

В разделе 4.1. рассмотрено изменение содержания макроэлементов и проницаемости клеточных мембран у *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* в онтогенезе.

На начальных этапах развития особи *A. plantago-aquatica*, произрастающие в прибрежных фитоценозах озера Яльчик, в большей степени накапливали калий (рис. 3). Переход растений в средневозрастное генеративное состояние характеризовался увеличением содержания азота, фосфора и серы.

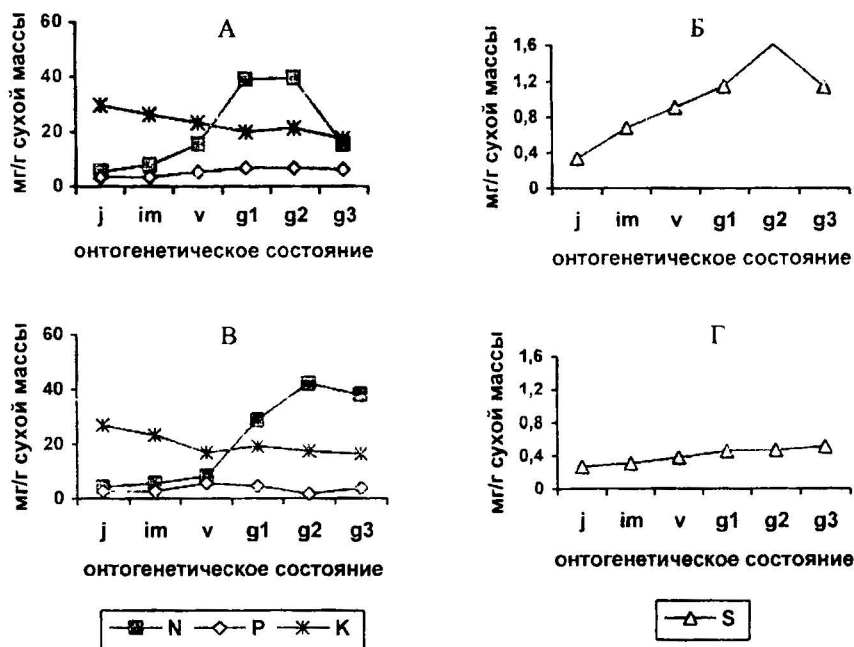


Рис. 3. Изменение содержания химических элементов у особей *A. plantago-aquatica* на разных этапах онтогенеза ($P < 0,05$). А, Б – листья; В, Г – корни.

На всем протяжении онтогенеза в растительных тканях частухи подорожниковой наблюдалось увеличение содержания железа, как в надземных, так и подземных органах. Максимальная скорость выхода внутриклеточных электролитов, как из листьев, так и корней отмечена у молодых генеративных особей.

Аналогичные закономерности распределения минеральных элементов и проницаемости клеточных мембран наблюдались и у *S. sagittifolia*. По парное сравнение (критерий χ^2) различных онтогенетических групп показало наличие достоверных различий между ними по содержанию макроэлементов и выходу внутриклеточных электролитов у обоих видов ($P < 0,05$).

Раздел 4.2. посвящен изучению особенностей передвижения химических элементов в системе «корни - листья». Как показано на рисунке 4, в листьях средневозрастных генеративных особей исследуемых видов в 2,4-3,8 раза больше накапливалось фосфора, чем в подземных органах.

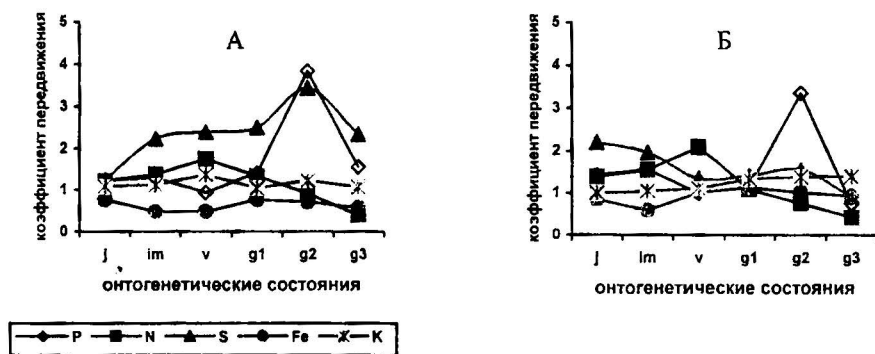


Рис. 4 Изменение коэффициента передвижения в онтогенезе исследуемых гиgroфитов ($P < 0,05$).

A – *A. plantago-aquatica*; Б – *S. sagittifolia*

На всем протяжении онтогенеза изученных гиgroфитов в надземных органах растений накапливалось азота в 1,8-2,1 раза больше, чем в подземных. Наибольшие значения коэффициента передвижения серы отмечены у средневозрастных генеративных растений *A. plantago-aquatica* и ювенильных особей *S. sagittifolia*. В

подземных органах гигрофитов аккумулировалось значительное количество железа. Надземные органы растений исследуемых видов характеризовались большим содержанием в них калия.

Следовательно, соотношение минеральных элементов в органах растений отражает направленность метаболических процессов, и изменяется в зависимости от онтогенетического возраста растений.

Раздел 4.3. посвящен изучению влияния экотопа на минеральный состав гигрофитов. Определено содержание химических элементов в воде и почве прибрежных фитоценозов озер Глухое, Мушан-Ер, Яльчик, Кожла-Сола. Наибольшее количество азота и фосфора отмечено в тканях растений *A. plantago-aquatica*, произрастающих по берегам эвтрофного озера Кожла-Сола, которое характеризовалось высоким содержанием биогенных элементов в почве и значительной антропогенной нагрузкой. Растения *S. sagittifolia*, обитающие в окрестностях мезо-эвтрофного озера Яльчик в большей степени аккумулировали азот и фосфор, чем растения прибрежных мезотрофных озер Глухое и Мушан-Ер.

Таким образом, содержание макроэлементов у изученных гигрофитов значительно варьирует в зависимости от: доступности и концентрации минеральных соединений в среде (почва, вода), этапов индивидуального развития особей, аккумуляции в надземных и подземных органах. Изучение специфики накопления минеральных элементов дает возможность описать не только участие отдельных растений в частных круговоротах минеральных элементов, но и представить их на популяционном и ценоотическом уровне.

Глава 5. Пространственная и возрастная структура ценопопуляций *Alisma plantago-aquatica* и *Sagittaria sagittifolia*

В разделе 5.1. отражены результаты изучения пространственной структуры ценопопуляций изученных гигрофитов. Особи *A. plantago-aquatica* размещались группами, а для *S. sagittifolia* отмечено два типа распределения особей: контагиозное и, редко, диффузное. С учетом размеров и числа перекрываний минимальных фитогенных полей пограничных особей в пределах трансект было выделено от 5 до 19 скоплений *A. plantago-aquatica* и от 4 до 36 скоплений *S. sagittifolia*. Плотность и размеры скоплений *A. plantago-aquatica* сильно варьировала (от 1,5-53,8 шт./м², 266,7-578,0

plantago-aquatica и от 4 до 36 скоплений *S. sagittifolia*. Плотность и размеры скоплений *A. plantago-aquatica* сильно варьировала (от 1,5-53,8 шт./м², 266,7-578,0 см²). Скопления *S. sagittifolia* характеризовались более низкой плотностью (9,2-22,4 шт./м²) и меньшими размерами (201,3-441,5 см²).

В разделе 5.2. описываются динамические аспекты возрастной структуры скоплений и ЦП исследуемых видов. Возрастные спектры скоплений, в большинстве случаев были одновершинными с абсолютным максимумом на v или g1 группе, реже - двухвершинными. В скоплениях отсутствовали проростки (*S. sagittifolia*) и (или) особи постгенеративного периода (*A. plantago-aquatica*).

На рисунке 5 показаны базовые спектры локальных популяций исследуемых видов, обитающих по берегам озер Национального парка «Марий Чодра».

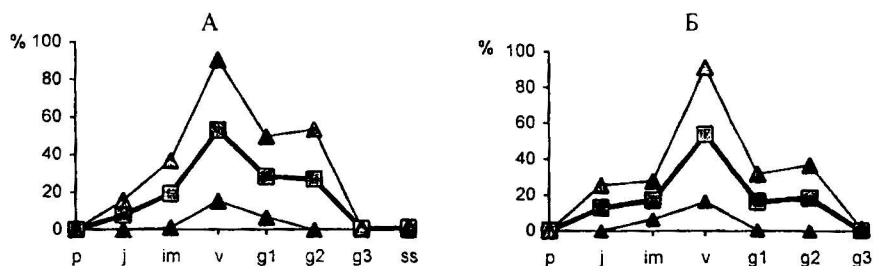


Рис.5. Базовые спектры локальных популяций гигрофитов.

А – *A. plantago-aquatica*; Б - *S. sagittifolia*; □ - базовые спектры локальных популяций; Δ- диапазоны возрастных спектров ЦП.

Анализ возрастной структуры 12 природных ценопопуляций *A. plantago-aquatica* показал, что 10 ЦП были нормальными молодыми неполночленными, 2 ЦП - нормальными зрелыми неполночленными. Среди ЦП *S. sagittifolia* 4 были - инвазионными, 6 - нормальными молодыми неполночленными, 2 - нормальными зрелыми неполночленными. По новой классификации ЦП Л.А. Животовского (2001) среди ЦП *A. plantago-aquatica* обнаружены: 7 молодых, 5 зреющих, среди ЦП *S. sagittifolia* - 5 молодых, 2 зреющих. ЦП исследуемых видов характеризовались высокими

(2001) позволяет более детально охарактеризовать нормальные ЦП исследуемых видов.

Асинхронность развития скоплений *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* позволило составить пространственно-временной ряд, отражающий постепенное старение скоплений: от форпостов расселения с инвазионными локусами к молодой нормальной и далее к зреющей или зрелой нормальной ЦП, что отражает развитие большой популяционной волны. В этом ряду закономерно уменьшалась роль семенного возобновления, снижались индексы восстановления и замещения, увеличивалась доля генеративных (*A. plantago-aquatica*) и вегетативно возникших (*S. sagittifolia*) особей.

В разделе 5.3. рассмотрены особенности организации популяций исследуемых видов на озере Яльчик. Растения *A. plantago-aquatica* встречались в 10 из 37 изученных фитоценозов (рис. 6).

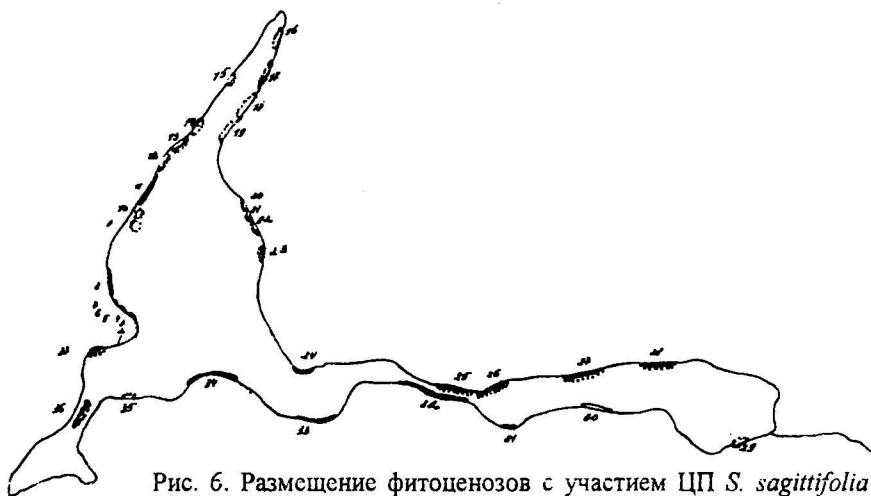


Рис. 6. Размещение фитоценозов с участием ЦП *S. sagittifolia* на озере Яльчик (Масштаб 1: 80000).

— с участием ЦП *A. plantago-aquatica*; - - - с участием ЦП *S. sagittifolia*; □ - инвазионные скопления; ■ - нормальные скопления.

Размеры фитоценозов с участием *A. plantago-aquatica* варьировали от 18,0 до 2520,0 м², они были удалены друг от друга на расстоянии от 210,0 до 1200,0 м. Расселение вида осуществлялось, по-видимому, следующим образом: на начальном этапе был заселен № 34 (мелководный, хорошо прогреваемый), в дальнейшем рассе-

ление осуществлялось, главным образом, за счет семенной инвазии, при помощи ветра или током воды. Растения *S. sagittifolia* встречались практически во всех фитоценозах, исключение составляет фитоценоз № 30.

Размеры микроценозов с участием *S. sagittifolia* варьировали от 1,0 до 1200,0 м² и были отдалены на расстояние 10,0-1200 м. Формирование пространственной структуры локальной популяции *S. sagittifolia* на озере Яльчик, вероятно, связано с семенной инвазией и разрастанием столонов, так как перенос клубней течением происходит редко.

Применение программы COLLAPSE (Khromov-Borisov, Rogozin, Henrigues, 1999) показало высокую степень сколлапсирования: в результате выделено 5 однородных по возрастной структуре групп ценопопуляций стрелолиста стрелолистного, отражающих этапы формирования прибрежно-водных фитоценозов на озерах Яльчик, Мушан-Ер, Глухое и реке Илень.

Глава 6. Биологическая роль популяций частухи подорожниковой и стрелолиста стрелолистного

Геологические процессы и совместная деятельность живых организмов в экосистемах обеспечивают биогенные круговороты (Тимофеев-Ресовский 1957; Вернадский, 1977; Шилов, 2000). Однако до сих пор динамика накопления фитомассы и содержание биогенных элементов в прибрежно-водных экосистемах изучены недостаточно.

ЦП исследуемых видов в прибрежно-водных фитоценозах выступают, главным образом, в качестве содоминантов. По имеющимся литературным данным (Моисеев, 1985) и нашим исследованиям на их долю приходится от 0,2 до 7,4% от общей биомассы фитоценозов. Биологическая продуктивность ЦП *A. plantago-aquatica* и ЦП *S. sagittifolia* колеблется в достаточно широких, но сопоставимых пределах: от 36,1 до 387,4 кг/га и от 14,2 до 320,1 кг/га соответственно, что подтверждает их сходную роль в биогенных круговоротах.

Онтогенетические спектры, отражающие долю фитомассы разных возрастных групп, четко демонстрируют ведущее положение виргинильных, молодых и средневозрастных генеративных растений в ЦП *A. plantago-aquatica* и первых двух групп – в ЦП *S. sag-*

ittifolia. Поэтому, накопление фитомассы инвазионной ЦП *S. sagittifolia* на побережье озера Мушан-Ер в 11,9 раза меньше, чем в прибрежной молодой нормальной ЦП этого вида озера Глухое. В тоже время сопоставление фитомассы двух молодых нормальных ЦП *A. plantago-aquatica* выявило ее увеличение в 2,9 раза на озере Яльчик по сравнению с ЦП озера Глухое, что вероятно, связано с увеличением трофности водоема и в свою очередь приводит к разной плотности ЦП. Отрицательное влияние высокого содержания биогенных элементов и антропогенной нагрузки отмечено для ЦП частухи подорожниковой на побережье эвтрофного озера Кожла-Сола, в которой зарегистрирована минимальная плотность *A. plantago-aquatica* (3,6 шт./м²) и минимальная фитомасса (36,1 кг/га).

Таким образом, накопление фитомассы ЦП изученных гигрофитов определяется как экзогенными факторами (содержание биогенных элементов в воде и почве, антропогенной нагрузкой), так и эндогенными причинами (плотностью ЦП и этапом ее развития).

Функционирование ЦП и их роль в экосистемах выражается не только в создании фитомассы как источника пищи и энергии для гетеротрофов, но и в накоплении в ней различных биогенных элементов. Проведенные нами расчеты показали, что ЦП *A. plantago-aquatica* аккумулируют от 0,6 до 13,3 кг/га азота и от 0,1 до 1,9 кг/га фосфора в биомассе надземных и подземных органов. Для *S. sagittifolia*: 0,1 – 13,4 кг/га азота и 0,06 – 1,0 кг/га фосфора.

В экологическом ряду трофности озер отмечена тенденция увеличения доли содержания азота в биомассе ЦП изученных видов от мезотрофных озер Мушан-Ер и Глухое к мезо-эвтрофному озеру Яльчик. Менее явно эта закономерность прослеживается в отношении процентного содержания фосфора (рис. 7).

Однако при сопоставлении доли фосфора в ЦП *A. plantago-aquatica* на побережье мезо-эвтрофного озера Яльчик и эвтрофного озера Кожла-Сола его увеличение выявляется достаточно четко, что подтверждает ранее опубликованные данные (Vavruska, 1966; Boyd, 1969; 1971; Гидробиологические процессы ..., 1983).

Максимальный вклад в круговорот азота вносит ЦП *S. sagittifolia* на озере Яльчик, а в круговорот фосфора – ЦП *A. plantago-aquatica* на озере Кожла-Сола.

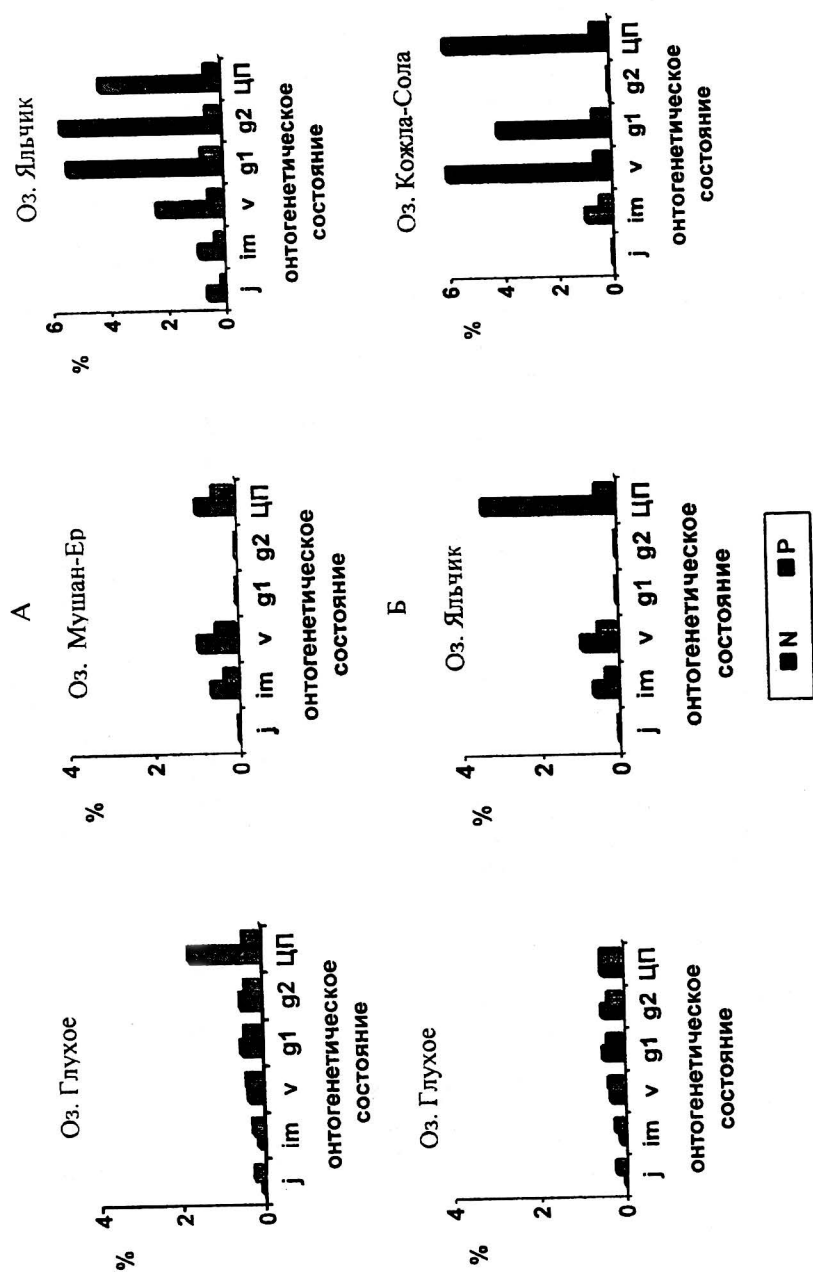


Рис. 7. Доля содержания азота и фосфора в фитомассе ЦП (А – *S. sagittifolia*; Б – *A. platanago-aquatica*).

Таким образом, фитоценотическая роль ЦП изученных видов достаточно близка, хотя небольшое преимущество имеют ЦП *A. plantago-aquatica*. Стрелолист стрелолистный часто заканчивает свой онтогенез в течение одного сезона, в результате чего при отмирании растений и разложении фитомассы биогенные элементы ежегодно включаются в геохимические круговороты, в то время как у частухи подорожниковой часть биомассы сохраняется в живом состоянии на протяжении ряда лет. Следовательно, скорость оборота химических элементов в ЦП вегетативного однолетника стрелолиста стрелолистного значительно выше, чем у короткокорневищного многолетника частухи подорожниковой, что подтверждает их принадлежность к разным типам стратегии.

Выводы

1. Анализ местообитаний *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* по шкалам Д.Н. Цыганова (1983) и Л.Г. Раменского (1956) показал, что они являются стенобионтными по отношению к богатству почв азотом и засоленности. По кислотности почв оба вида – эврибионты. При совместном обитании ЦП изученных видов диапазон экологического пространства по богатству и засоленности почвы значительно расширяется.

2. Полный онтогенез кистекарневого короткокорневищного поликарпика частухи подорожниковой включает 10 онтогенетических состояний, однако регулярно осуществляется только неполный онтогенез до - g3 состояния. У клубнестолонообразующего одно-малолетника стрелолиста стрелолистного реализуется два варианта неполного онтогенеза. Крайне редкий: от семени до - генеративного периода, и второй, более частый: от вегетативной диаспоры до - j, im, v или g1 состояний.

3. Содержание калия, азота, фосфора, серы и железа у особей *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* изменяется в зависимости от локализации в надземных или подземных органах, этапа онтогенеза и концентрации минеральных элементов в среде обитания.

4. Использование индекса возрастности и средней эффективности позволило выявить для обоих видов только молодые и зреющие нормальные неполночленные ЦП. Для одно-малолетника

S. sagittifolia характерен быстрый темп развития. ЦП поликарпика *A. plantago-aquatica* завершают основные этапы популяционной волны в течение 3-15 лет. Таким образом, динамика возрастной структуры ЦП изученных гигрофитов отражает свойственные им типы стратегий: эксплорента – для *S. sagittifolia* и пациента – для *A. plantago-aquatica*.

5. Пространственная структура ЦП *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* имеет преимущественно контактный, в редких случаях – равномерный характер. Освоение прибрежных экотопов озер локальными популяциями изученных видов происходит за счет семенной инвазии. Формирование и разрастаний скоплений у *A. plantago-aquatica* осуществляется благодаря семенному размножению и старческой патикуляции, у *S. sagittifolia*, главным образом, – за счет вегетативного разрастания и размножения клубнями.

6. В прибрежно-водных экосистемах мезотрофных и мезоэвтрофных озер *A. plantago-aquatica* и *S. sagittifolia* являются активными накопителями азота и фосфора. Высокая плотность и продуктивность нормальных ЦП этих видов обеспечивает значительный уровень аккумуляции минеральных элементов, что определяет их роль в геохимических круговоротах.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. особенности возрастной структуры ценопопуляций гигрофитов оз. Яльчик // Вторые Вавиловские чтения. - Йошкар-Ола, 1997. - С. 162-163.

2. Алябышева Е.А., Воскресенская О.Л. Эколого-физиологические особенности популяций гигрофитов // Экология и генетика популяций. - Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. - С. 173-174.

3. Алябышева Е.А. Особенности организации ценопопуляций *Alisma plantago-aquatica* L. и *Sagittaria sagittifolia* L. // Жизнь популяций в гетерогенной среде. - Йошкар-Ола: Периодика Марий Эл, 1998. - Кн. 1. – С. 213-215.

4. Алябышева Е.А., Глотов Н.В., Жукова Л.А. Многообразие в ценопопуляциях частухи подорожниковой *Alisma*

plantago-aquatica L. // Третьи Вавиловские чтения. - Йошкар-Ола, 1999. - Ч. 2. - С. 169-173.

5. Алябышева Е.А., Глотов Н.В. О самоподдержании ценопопуляций стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia* L.) // Третьи Вавиловские чтения. - Йошкар-Ола, 1999. - Ч. 2. - С. 152-155.

6. Тимошенко Н.В., Алябышева Е.А. Особенности минерального питания стрелолиста стрелолистного // Молодежь и охрана природы. - Йошкар-Ола, 1999. - С. 94-95.

7. Алябышева Е.А., Воскресенская О.Л. Особенности формирования пространственной структуры ценопопуляций (ЦП) частухи подорожниковой в разных экологических условиях // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений. - Сыктывкар: Изд-во Коми научный центр УрО РАН, 2000. - С. 23-25.

8. Алябышева Е.А., Жукова Л.А. Особенности вегетативного размножения стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia* L.) // Морфофизиология специализированных побегов многолетних травянистых растений. - Сыктывкар: Изд-во Коми научный центр УрО РАН, 2000. - С. 25-27.

9. Алябышева Е.А., Микляева Т.В., Прищепенкова Н.В. Влияние экологических факторов на структуру ЦП некоторых короткокорневищных видов // Четвертые Вавиловские чтения. - Йошкар-Ола, 2000. - Ч. 3. - С. 58-60.

10. Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Онтогенез стрелолиста стрелолистного (*Sagittaria sagittifolia* L.) / Онтогенетический атлас лекарственных растений. - Йошкар-Ола: МарГУ. - 2000. - Т. 2. - С. 116-123.

11. Алябышева Е.А., Жукова Л.А., Воскресенская О.Л. Онтогенез частухи подорожниковой (*Alisma plantago-aquatica* L.) / Онтогенетический атлас лекарственных растений. - Йошкар-Ола: МарГУ. - 2000. - Т. 2. - С. 123-130.

12. Классификация ценопопуляций травянистых растений разных жизненных форм / Османова Г.О., Закамская Е.С., Илюшечкина Н.В., Алябышева Е.А., Микляева Т.В., Прищепенкова Н.В. // Труды международной конференции по фитоценологии и систематике высших растений, посвященные 100-летию со дня рождения А.А. Уранова. - Москва, 2001. - С. 127-129.

Лицензия ЛР № 020088 от 24 ноября 1997 г.

Подписано в печать 20.09.01 г. Формат 60х84/16.

Усл. печ. л. 1.0. Тираж 100. Заказ № 3660.

Оригинал-макет отпечатан ООП Марийского государственного университета.
424001, г. Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1.

